

## 2. Die Blutcirculation in den Kiemen vom Flußkrebse.

Von Dr. Friedrich Bock.

(Aus dem Zool. Institut der Universität Marburg.)

(Mit 3 Figuren.)

Eingeg. 3. November 1922.

Über den feineren Bau der Kiemen von *Potamobius astacus* Leach oder von verwandten Arten finden sich in der Literatur nur verhältnismäßig dürftige Angaben. Es ist daher nicht erstaunlich, daß man, eben aus diesen Angaben schöpfend, sich kein richtiges Bild von der Blutcirculation innerhalb dieser Kiemen machen kann. Nur wenige Arbeiten sind zu nennen, die hier für uns in Betracht kommen. Die älteste, wesentliche Notiz findet sich in Leydig's Lehrbuch der Histologie (1857). Wenig später geht auch Haeckel (1857) etwas näher auf die innere Organisation der Kiemen ein und macht zugleich Angaben über den Blutkreislauf in diesen Organen, die aber nach meinen Untersuchungen nicht zu Recht bestehen. Die einzige neuere Arbeit, nämlich die von Bernecker (1909), kommt für die Frage der Blutcirculation nur ganz untergeordnet in Betracht, da dieser Autor sich ausschließlich mit dem feineren Bau der Kiemenschläuche beschäftigt, dagegen den des Kiemenschaftes völlig unberücksichtigt läßt.

Eine Behandlung des durch die Überschrift gegebenen Themas ist nicht möglich, ohne auf die Morphologie und Histologie der Kiemen näher einzugehen. Es sei daher gestattet, zunächst hierüber das für uns Wesentlichste mitzuteilen, wobei es sich erübrigt, auf alle Einzelheiten Rücksicht zu nehmen, da sich eine ausführliche morphologische und histologische Beschreibung und die entsprechenden Abbildungen in meiner Dissertation befinden.

Die Kiemen des Flußkrebse sind Trichobranchien; jede einzelne besitzt also eine von der Basis einer Thoracalextrimität mehr oder weniger senkrecht ansteigende Hauptachse, den hohlen (bzw. blutgefüllten) Kiemenstamm oder -schaft. Jeder Stamm trägt zahlreiche, ebenfalls hohle Ausstülpungen in Form kleiner, blindgeschlossener Röhren, die Kiemenschläuche. Letztere befinden sich im allgemeinen — auf die Unterschiede zwischen den einzelnen Kiemen kann hier nicht eingegangen werden — ungefähr gleichmäßig auf drei Seiten des Kiemenschaftes, lassen dagegen die vierte frei, die als »Rückenfläche« der Kieme der Epimeralwand des Thorax anliegt. Wie aus Fig. 2 ersichtlich, stehen die einzelnen Kiemenschläuche nicht senkrecht vom Stamm ab, sondern sind zu seinem terminalen

Ende hin umgebogen. Sämtliche Kiemenschläuche sind morphologisch durchaus gleichartig gestaltet.

Von der Histologie des Kiemenschlauches sei hier nur kurz folgendes erwähnt: Die äußere Begrenzung bildet eine 4—8  $\mu$  mächtige Cuticula. Die sie bildenden Epidermiszellen sind in den der Cuticula angrenzenden Teilen zu einer dünnen, kontinuierlichen Plasmaschicht ausgezogen, der die Reste der Zellkörper, die dann auch die Kerne enthalten, als birnförmige Gebilde ansitzen und, mehr oder weniger große Lücken zwischen sich lassend, weit ins Innere der Kieme hineinragen. Den Zellen unterlagert — jedoch nicht lückenlos — ist eine Art Basalmembran (Fig. 1, 2 *bsm*), die von mir wie auch von Bernecker (1909) als von bindegewebiger Natur angesehen wird, aus Gründen, die hier nicht näher zu erörtern sind. Der Hohlraum eines jeden Kiemenschlauches wird der Länge nach durch eine bindegewebige Scheidewand (Fig. 1—3 *Ls*) derart in zwei Kanäle geteilt, daß der eine von diesen (Fig. 1—3 *a*<sub>1</sub> und *a*<sub>2</sub>) der Hauptachse der Kieme genäherter liegt als der andre (Fig. 1—3 *v*<sub>1</sub> und *v*<sub>2</sub>). Die Scheidewand reicht am terminalen Ende eines jeden Kiemenschlauches nur bis an die basalen Teile der birnförmigen Epithelzellen heran, so daß das in den Kiemen befindliche Blut durch die Lücken zwischen den Epidermiszellen hindurch von einem Kanal in den andern gelangen kann.

Im Innern des Kiemenstammes kennt man schon seit Milne-Edwards (1827) zwei Kanäle, von denen der eine das venöse Blut der Kieme zuführt, während der andre das arterielle Blut wieder herausleitet, wie wiederholt (von Milne-Edwards [1827], Audouin [1827], Lund [1830], Schultz [1830] u. a.) festgestellt wurde. Die Lage der beiden Kanäle im Kiemenschaft ist eine derartige, daß von ihnen der ableitende der Rückenfläche, die frei von Kiemenschläuchen ist, direkt anliegt, so daß mit ihm bedeutend weniger Kiemenschläuche kommunizieren, als mit dem zuführenden Gefäß, das, nahe der Vorderfläche des Kiemenschaftes gelegen, von Wänden umgeben ist, die zahlreiche Kiemenschläuche tragen. Da Haeckel (1857) bei der Besprechung der Blutcirculation innerhalb der Kiemen von Grundlagen ausging, die auf einer solchen, aber nur zum Teil richtigen Anschauung über den inneren Bau des Kiemenschaftes fußten, ist es nicht verwunderlich, wenn Haeckel zu folgendem falschem Bild gelangt. Das Blut gelangt von dem zuführenden Kanal des Kiemenschaftes zunächst in die untersten Kiemenschläuche, kommt durch deren andre Kanäle hindurch wieder in dasselbe Gefäß des Schaftes zurück, durchströmt dann die nächsthöheren Kiemenschläuche, kehrt wieder zurück usw. So der Reihe nach von unten nach oben sämt-

liche Kiemenschläuche durchfließend, gelangt das Blut schließlich an der Spitze des zuführenden Kanals in den abführenden hinein (beide Kanäle sollen nach Haeckel am terminalen Ende der Kiemen ineinander übergehen). Beim Hindurchfließen durch den ableitenden Kanal soll dann das Blut endlich noch die wenigen mit diesem kommunizierenden Kiemenschläuche passieren.

Um die Unrichtigkeit dieser bisher nicht verbesserten Anschauung zu erkennen, müssen wir uns zunächst über die innere Organisation des Kiemenschaftes ein klares Bild verschaffen, wie es an

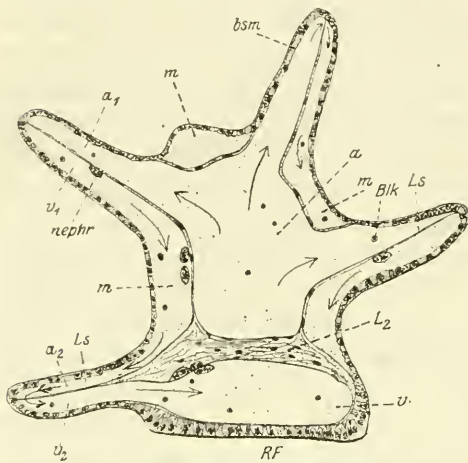


Fig. 1. Querschnitt durch einen Kiemenschaft; etwas schematisiert. Vergr. 52:1. *a*, Kiemenarterie; *a*<sub>1</sub> und *a*<sub>2</sub>, das Blut zuführende Kanäle der Kiemenschläuche; *Blk*, Blutkörperchen; *bsm*, Basalmembran; *Ls*, Längsscheidewand im Kiemenschlauch; *L*<sub>2</sub>, Leydig'sche Zellen II. Ordnung; *m*, Mantelkanal; *neph*, Nephrocyten; *RF*, Rückenfläche des Kiemenschaftes; *v*, Kiemenvene; *v*<sub>1</sub> und *v*<sub>2</sub>, ableitende Kanäle der Kiemenschläuche. Die Pfeile geben die Richtung des Blutstromes an.

Kiemenvene. Die Bezeichnungen »Kiemenarterie« und »-vene« bestehen um so mehr zu Recht, als die Kanäle, außer infolge ihrer Funktion beim Blutkreislauf, auch auf Grund der Beschaffenheit ihrer Wandung eine derartige Benennung verdienen. Ihre Wandungen gleichen nämlich durchaus denen der Arterien und Venen des Flußkrebse, wie sie teils von Schneider (1902), teils von Malaczynska (1912) beschrieben wurden. Man kann an ihnen ebenfalls eine innere Grenzlamelle, die Intima, eine mittlere zellige Lage (die Tunica media nach Malaczynska) und eine äußere Grenzlamelle, die Adventitia,

Hand von zahlreichen Serien von Quer- und Längsschnitten an mit Flemmingschem oder Maximowschem Gemisch konserviertem Material gewonnen wurde. Fig. 1 zeigt einen etwas schematisierten Querschnitt durch den Kiemenschaft, wobei gleichzeitig einige basale Teile von einmündenden Kiemenschläuchen getroffen worden sind. Wir erkennen im Schaft zunächst zwei quergeschnittene Kanäle, von denen der eine mit *a*, der andre mit *v* bezeichnet ist. Der erstere, der schon von den älteren Autoren als das zuführende Gefäß erkannt wurde, mag hier kurz als Kiemenarterie bezeichnet werden, der andre (*v*) aus entsprechendem Grunde als

unterscheiden. Die beiden Kanäle liegen ziemlich dicht zusammen; dort, wo ihre Wandungen einander am meisten genähert sind, ist der Zwischenraum durch Leydig'sche Zellen 2. Ordnung ( $L_2$ ) ausgefüllt, also durch Zellen, die sich durch (hier tangential zu den Wandungen der Gefäße) längsgestreckten Bau auszeichnen und die beiderseits vom Kern parallel zur Längsrichtung der Zelle zahlreiche Lamellen und Fasern ausbilden. Dadurch, daß ein derartiges Vorhandensein von Leydig'schen Zellen 2. Ordnung von der Basis bis zur Spitze des Kiemenschaftes ununterbrochen anzutreffen ist, wird eine Art Scheidewand gebildet, die auch den älteren Autoren nicht unbemerkt bleiben konnte und die nach ihnen das Innere des Kiemenschaftes in zwei Längskanäle teilen sollte.

Außer diesen beiden Kanälen wird aber noch ein dritter dadurch gebildet, daß die Wandungen der Kiemenarterie ( $a$ ) der Epidermis des Kiemenschaftes nirgends dicht anliegt, wie es die Wandung der Kiemenvene ( $v$ ) auf der Rückenfläche ( $RF$ ) des Kiemenschaftes tut. Die Kiemenarterie ( $a$ ) wird so von einem Kanal ( $m$ ) wie von einem doppelwandigen Hohlmantel umgeben. Er mag daher kurz als »Mantelkanal« bezeichnet werden, trotzdem er keinen völlig in sich geschlossenen Mantel bildet, sondern durch den eben besprochenen Komplex von Leydig'schen Zellen 2. Ordnung ( $L_2$ ) unterbrochen und hier weiterhin durch die Wandung der Kiemenvene ( $v$ ) begrenzt wird. Fig. 2 zeigt einen Längsschnitt durch eine Kieme, der parallel zur Rückenfläche ( $RF$ , Fig. 1) geführt ist. Auch hier ist deutlich der Mantelkanal ( $m$ ) zu erkennen, der die Kiemenarterie ( $a$ ) umgibt. Im Mantelkanal und in der Kiemenvene ist häufig die Bildung von Pfeilern anzutreffen. Diese gleichen sehr denen, die Schneider (1902) als im Branchiostegiten des Flußkrebse befänglich beschreibt und abbildet. Ein wesentlicher Unterschied ist jedoch der, daß diese Pfeiler hier in den Kiemen nicht Epidermis mit Epidermis verbinden, sondern Epidermis mit Bindegewebe. Auffällig war außerdem, daß sich die in den Pfeilern befindlichen Fasern bei Anwendung des Mallory'schen Farbgemisches rot färbten. Im Mantelkanal, in der Kiemenvene und vereinzelter in den Kanälen  $v_1$  der Kiemenschläuche wurden Nephrophagocyten (Fig. 1, 2 *nephv*) angetroffen, die schon von Cuénot (1894) eingehend beschrieben wurden.

Die Kiemenschläuche stehen nun mit diesem Kanalsystem verschiedenartig, und zwar auf zweierlei Art und Weise, in Verbindung. Bei den meisten Kiemenschläuchen stehen deren Kanäle  $a_1$  (Fig. 1—3) mit der Kiemenarterie  $a$  in direkter Verbindung, sie sind sogar als deren Ausstülpungen zu betrachten, wobei die Wand der Kiemenarterie teils in die Längsscheidewand der Kiemenschläuche, teils in



die Basalmembran der Epidermis übergeht. Die Kanäle  $v_1$  aller dieser Kiemenschläuche stehen, wie es alle 3 Figuren zeigen, mit dem Mantelkanal ( $m$ ) in direktem Zusammenhang. Alle derartig mit dem Kanalsystem des Schaftes verbundenen Kiemenschläuche wollen wir als zur Gruppe A gehörig bezeichnen. Die zweite Ausbildungsweise ist die, daß Kiemenschläuche mit ihren Kanälen  $a_2$  (Fig. 1 und 3) mit dem Mantelkanal kommunizieren, während die Kanäle  $v_2$  in die

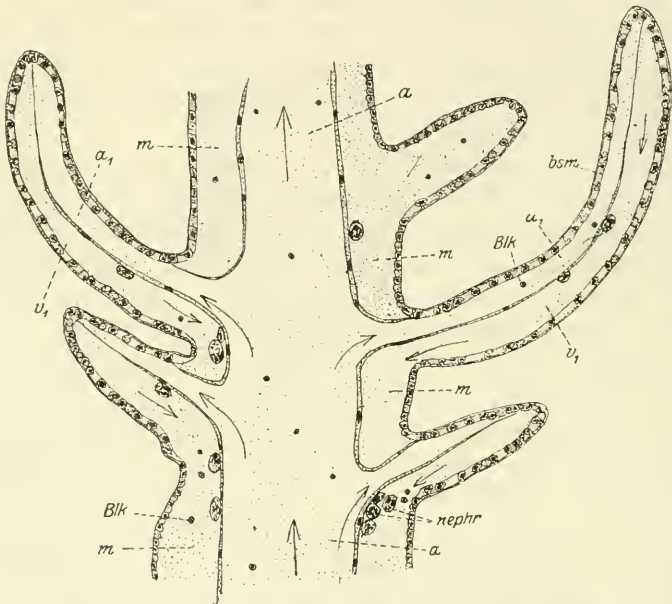


Fig. 2. Längsschnitt durch eine Kieme, parallel zur Rückenfläche des Kiemenschaftes; etwas schematisiert. Vergr. 60:1. Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Kiemenvene  $v$  übergehen (die Kanäle  $a_2$  und  $v_2$  entsprechen der Lage nach den Kanälen  $a_1$  und  $a_2$  der übrigen Kiemenschläuche). Solche Kiemenschläuche, die also mit der Kiemenarterie nicht in direkter Verbindung stehen, mögen als zu einer Gruppe B zugehörig betrachtet werden. Die letztere Gruppe umfaßt die geringere Anzahl von Kiemenschläuchen, die schon durch ihre Lage ausgezeichnet sind. Zu dieser Gruppe gehören nur solche, die zu beiden Seiten des Kiemenschaftes unmittelbar neben dessen Rückenfläche inseriert sind; sie bilden jederseits eine nur einzeilige, etwas unregelmäßige Reihe von der Basis bis zur Spitze des Kiemenschaftes. Alle übrigen Kiemenschläuche gehören zur Gruppe A. Von diesen sind der Klarheit zuliebe in Fig. 3 nur zwei (rechts), von denen der Gruppe B nur einer (links) dargestellt.

Ein derartiger Zusammenhang von den Kanälen der Kiemen-

schläuche einerseits, mit denen des Kiemenschaftes andererseits, läßt eine Blutcirculation, wie Haeckel sie angibt, als völlig unmöglich erscheinen, so daß es sich hier erübrigt, Punkte aufzuzählen, die eine solche Annahme an sich unwahrscheinlich machen. Wie soll beispielsweise das Blut, das durch einen Kiemenschlauch hindurchgeströmt ist, wieder in die Kiemenerterie zurückgelangen, da der Mantelkanal, in den ja das Blut zunächst hineinkommen muß, gegen jene völlig

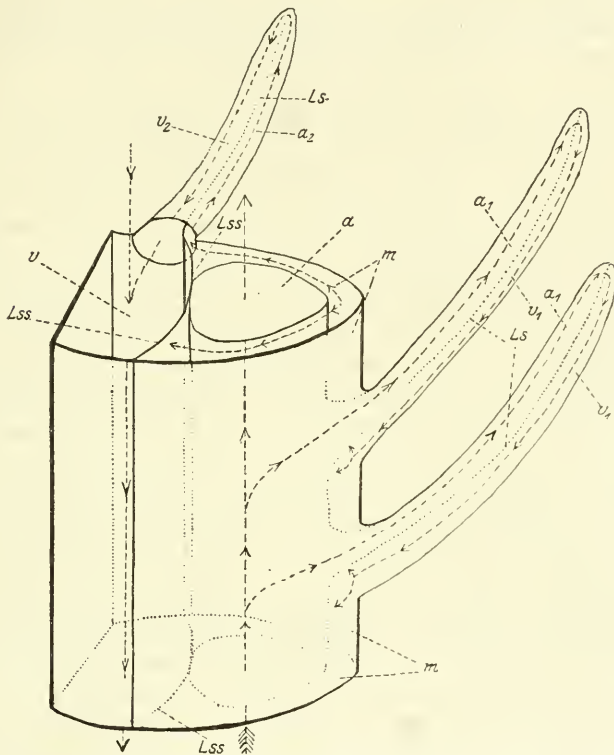


Fig. 3. Schematische Darstellung der Blutcirculation in einem Ausschnitt aus einem Kiemenschaft mit drei einmündenden Kiemenschläuchen. Die gestrichelte Linie gibt den Weg des Blutstromes an. Die Linie ist der Übersicht halber an der Einmündungsstelle der Kanäle  $v_1$  in den Mantelkanal  $m$  unterbrochen; die Fortsetzung ergibt sich durch die Darstellung auf der oberen Querschnittsfläche.  $Lss$ , Längsscheidewand im Kiemenschaft. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 1.

abgeschlossen ist? Der innere Bau der Kiemen läßt vielmehr nur eine derartige Blutcirculation zu, wie sie Fig. 3 schematisch darstellt. Nur wenig braucht zur Erläuterung des Schemas hinzugefügt zu werden. Die Kiemenschläuche der Gruppe A erhalten das Blut durch ihre Kanäle  $a_1$  hindurch direkt aus der Kiemenerterie, und zwar

alle ungefähr gleichzeitig, nicht etwa wie nach Haeckel der eine nach dem andern. Aller Wahrscheinlichkeit nach findet nun in den lacunären Räumen des »respiratorischen Epithels« dieser Kiemenschläuche eine erstmalige Oxydation des Blutes statt. Durch die Kanäle  $v_2$  hindurch geben dann diese Kiemenschläuche das Blut in den Mantelkanal ( $m$ ) ab. Nunmehr gelangt die gesamte Blutmenge, wiederum annähernd gleichzeitig, in sämtliche Kiemenschläuche der Gruppe B hinein, die ja — wie schön vorhin bemerkt wurde — mit ihren zuführenden Kanälen  $a_2$  mit dem Mantelkanal in direkter Verbindung stehen. In ihnen wird das Blut zum zweiten Male auf der Reise durch eine Kieme dekarbonisiert und oxydiert und gelangt dann durch die Kanäle  $v_2$  dieser Kiemenschläuche hindurch in die Kiemenvene  $r$  hinein. Es mag noch ausdrücklich betont werden, daß als einzige Verbindung von den Lacunen der Kiemenschläuche von Gruppe A mit der Kiemenvene  $r$  nur der Weg durch den Mantelkanal und die Kiemenschläuche der Gruppe B hindurch existiert.

Jeder Tropfen Blutflüssigkeit und jedes Blutkörperchen durchfließen also beim Passieren einer Kieme die Lacunen zweier Kiemenschläuche, erst die eines Kiemenschlauches der Gruppe A, dann die eines aus Gruppe B. Nach der bislang herrschenden Ansicht passierte dagegen jedes Partikelchen des Blutes eine weit größere Anzahl von Kiemenschläuchen. Ein weiterer, wichtiger prinzipieller Unterschied zwischen einer derartigen Blutcirculation und der früher angenommenen liegt in folgendem: Nach der alten Anschauung kehrt das in den Kiemenschläuchen arteriell gewordene Blut wieder in die Kiemenarterie zurück, mischt sich also mit dem nachströmenden venösen Blut, wodurch die völlige Oxydation des Blutes sehr erschwert und verlangsamt wird. Eine dartige Bahn des Blutes jedoch, wie Fig. 3 sie darstellt, erscheint viel zweckmäßiger, da hier das frisch oxydierte Blut von dem venösen, nachströmenden stets getrennt bleibt.

Marburg, im November 1922.

#### Literaturverzeichnis.

- 1) Audouin et Milne-Edwards, H., Recherches anatomiques et physiologiques sur la circulation dans Crustacés. In: Annales des sciences naturelles t. XI. 1827.
- 2) Bernecker, A., Zur Histologie der Respirationsorgane bei Crustaceen. In: Zool. Jahrb., Abt. Morph. 27. Bd. 1909.
- 3) Cuénot, L., Etudes physiologiques sur les Crustacés décapodes. In: Arch. d. Biol. t. XIII. fasc. II. 1894.
- 4) Haeckel, E., Über die Gewebe des Flußkrebsses. In: Müllers Arch. f. Anat. u. Phys. 1857.
- 5) Leydig, Fr., Lehrbuch der Histologie. Frankfurt 1857.

- 6) Lund, P. u. Schultz, A. W. F., Fortgesetzte Untersuchungen über das System des Kreislaufs bei den Crustaceen. In: Isis 1830.
- 7) Malaczynska, S., Beitrag zur Kenntnis des Bindegewebes bei den Crustaceen. 1. Teil. In: Bull. Acad. Cracovie, B 1912.
- 8) Milne-Edwards, H., Histoire naturelle des Crustacés. vol. I et II. Paris 1834.
- 9) Schneider, C., Lehrbuch der Histologie. Jena 1912.

### 3. Untersuchungen über Bau und Funktion des Excretionsapparates bei rhabdocölen Turbellarien.

#### 2) Über die Terminalorgane und das Kanalsystem einiger bekannter Typhloplaniden.

Von Dr. Erich Reisinger.

(Aus dem Zool.-zoot. Institut der Universität Graz.)

(Mit 5 Figuren.)

Eingeg. 4. November 1922.

In Verfolgung meiner an Calyptorhynchiern (1922) begonnenen Untersuchungen war ich bestrebt auch an andern Turbellarien mit Hilfe von Vitalfärbungen hinsichtlich der Funktion der Emunktorien zu ähnlichen Ergebnissen zu gelangen. Ich zog zu diesem Behuf eine Reihe unsrer gewöhnlichsten Vertreter der Typhloplaniden heran, ohne aber mit Ausnahme von *Rhynchomesostoma rostratum* (Müll.) viel damit auszurichten. Schuld daran war wohl in erster Linie die im Vergleich mit *Gyatrix* unvergleichlich zartere Konstitution der untersuchten Formen, welche oft eine ungemein weitgehende Empfindlichkeit gegen alle, auch die schwächsten chemischen Einflüsse bedingt. Blieben die so erzielten Ergebnisse auch hinter den gehegten Erwartungen zurück, so fiel mir doch bei diesen Untersuchungen vieles am Bau der Emunktorien auf, das für den heutigen Stand unsrer Kenntnisse neu ist. Wie wenig im Grunde genommen eigentlich über den Excretionsapparat der rhabdocölen Turbellarien bekannt ist, das erhellt am klarsten aus der Tatsache, daß uns unter den gewiß eingehend untersuchten Typhloplaniden, mit Ausnahme von *Mesostoma ehrenbergii* (Focke), *Castrada stagnorum* (Luther) und *C. armata* (Fuhrmann), sowie zum Teil von *Typhloplana viridata* (Abbildg.) von keiner einzigen andern Form auch nur der grobe Verlauf der Excretionskanäle vollständig bekannt ist. Graff (1904 bis 1908, S. 2149) ist zwar geneigt, die Befunde an *M. ehrenbergii* (Focke) für alle Typhloplanini und Mesostomatini zu verallgemeinern und bringt auch eine entsprechend gehaltene Figur, die sich auf *Rh. rostratum* (Müll.) beziehen soll, auf S. 2148 des »Bronn« zum Abdruck. Dieses angeblich »hauptsächlich nach Luther« ent-